N° 18. **H. Hediger.** — Tierpsychologische Beobachtungen aus dem Terrarium des Zürcher Zoos. (Mit 5 Textabbildungen).

Unter Mitarbeit von H. Heusser und R. Honegger, mit Film-Vorführung.

Tierpsychologische Abteilung der Universität Zürich am Zoologischen Garten.

1. *Der Nahrungserwerb der nordamerikanischen Alligator-Schnappschildkröte (Macrochelys temmincki).*

Vor mehr als 20 Jahren (1940) versuchte ich in einem Vortrag vor der naturforschenden Gesellschaft in Bern über „Biologische Gesetzmässigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren“ verschiedene möglichst durchgehende, d.h. im System weit verbreitete Typen und Kategorien des Verhaltens herauszuheben, unter andern auch besondere Typen des Beuteerwerbes bei Raubtieren.

Als ein Beispiel des Köderfallen-Typs, wie er etwa durch den Anglerfisch *(Lophius piscatorius)* repräsentiert wird, nannte ich auch die namentlich im Missisippi vorkommende Geier- oder Alligator-Schnappschildkröte *(Macrochelys temmincki)*, von der R. L. Ditmars (1933) berichtete, sie habe an der Innenseite des Unterkiefers zwei Fortsätze, die nicht nur wurmartig aussehen, sondern auch so bewegt werden, was zur Folge hat, dass gelegentlich die Beute (hauptsächlich Fische) dem bewegungslosen Räuber direkt ins Maul schwimmt.

Das Beispiel der Alligator-Schnappschildkröte war mir deshalb wichtig, weil hier der Köder nicht ausserhalb des Körpers wirkt, wie bei gewissen Fischen und Schlangen, sondern innerhalb der Mundhöhle. Ich war damals der Auffassung, dass Ditmars die Wirkung des eigenartigen Köders selber einwandfrei beobachtet hatte. Erst hinterher entnahm ich dem Buch von C. H. Pope (1939) die Behauptung, dass Ditmars' Köder-Beschreibung wohl richtig, sogar erstmalig war, dass er selber aber niemals Gelegenheit hatte, sich von der tatsächlichen Wirkung des eigentümlichen Köders durch direkte Beobachtung zu überzeugen.



Abb. 1.
Ein Stichling schwimmt den wurmartigen Köder in der Mundhöhle der steinähnlichen *Macrochelys temmincki* an. Foto H. Heusser.



Abb. 2.
Der Stichling schwimmt in die aufgesperrte Mundhöhle der Schildkröte hinein. Foto H. Heusser.

Pope (1939) hat übrigens zu Unrecht angenommen, dass Ditmars der Entdecker des seltsamen Ködermechanismus war. Das ist nicht ganz richtig, weil H. Gadow bereits 1909 (S. 340) berichtete: „In order to attract fishes they protrude a pair of worm-like



Abb. 3.

Der Stichling zupft an dem wurmartigen, als Köder dienenden Zungen-Fortsatz, der mit der Umgebung optisch weitgehend übereinstimmenden Schildkröte. Im nächsten Sekundenbruchteil schnappen die Kiefer zu, wie das im Film mehrfach zu sehen ist. Foto H. Heusser.

pale pink filaments from the tip of the tongue“. Ditmars' Erstausgabe ist zwar 1907 erschienen, wird aber von dem sonst sehr genauen Gadow nicht erwähnt. Zudem ist Gadows Lokalisierung des Köders (tip of the tongue) präziser als die von Ditmars (inside of the lower jaw).

Nach Pope (1939) soll aber bis zu diesem Jahr niemand gesehen haben, dass es der Schildkröte tatsächlich gelingt, mit Hilfe ihres wirklich täuschenden Zungenköders Fische in die aufgesperrte Mundhöhle zu locken.

Als erste Augenzeugen der Köderwirkung der wurmförmigen Zungenfortsätze von *Macrochelys temmincki* werden in der amerikanischen Literatur Allen und Neill genannt, so von A. Carr (1952, S. 58) und C. H. Pope (1955, S. 84). Keiner der sonst so gründlichen Autoren gibt jedoch in diesem Falle eine genaue Literaturstelle an.

Allen und Neill sahen — nach den genannten Zitaten — an jungen, im Aquarium gehaltenen Alligator-Schnappschildkröten, wie sie mit weit geöffnetem Rachen unter Wasser warteten, bis eine der zugesetzten Mollienisien oder Gambusien am Köder zupften und dann von den zuklappenden geierschnabelförmigen Kiefern der lauernden, grossartig getarnten Schildkröten gepackt wurden.

Im Terrarium des Zürcher Zoos, wo seit längerer Zeit drei *Macrochelys* gehalten werden, konnte die eindeutige Wirkung des in der Tat täuschenden Zungenköders von zahlreichen Beobachtern oft festgestellt werden. Namentlich Stichlinge liessen sich durch den wurmförmig zappelnden Köder anlocken, zupften daran und wurden von den zuschlagenden Kiefern gepackt oder eingeschlossen, wenn sie die vermeintliche Beute fressen wollten (Abb. 1, 2, 3).

Meinen beiden Mitarbeitern, H. Heusser und R. Honegger ist es anfangs 1962 gelungen, dieses Verhalten — meines Wissens zum erstenmal — im Film festzuhalten. Diesen beiden jungen Forschern — zusammen mit B. Soracreppa — ist es 1961 bereits gelungen, das Schiessen des Schützenfisches *(Toxotes jaculatrix)* erstmals mit 500 Bildern pro Sekunde zu filmen und auf diese Weise einer genauen Analyse zugänglich zu machen (H. Hediger und H. Heusser 1961).

Mit dem, auch von H. Böker (1937) erwähnten „Zungenangeln bei Schildkröten" hat sich übrigens O. Heinroth bereits 1932 beschäftigt. In einer Notiz tritt er den irrigen Auffassungen entgegen, dass etwas derartiges auch bei der Fransenschildkröte *(Chelys fimbriata)* vorkomme und zum Anhaken des getäuschten Fisches führe. *Chelys* hat keinen Köder im Innern der Mundhöhle und fasst die Fische nicht mechanisch mit den Kieferrändern, sondern saugt sie mit Hilfe der gewaltigen Halsmuskulatur blitz-

artig ein. Im Zürcher Zoo erschien der während des Eingesaugtwerdens fotografierte Fisch bei einer Belichtungszeit von 1/8000 sec. noch verschwommen. Da die Schildkröten allgemein als langsame und schwerfällige Tiere gelten, ist es gut, sich vor Augen zu halten, dass einzelne räuberische Vertreter von ihnen, namentlich solche des Köderfallentyps, auch blitzartig zu reagieren vermögen.

Die unerhört spezialisierte Köderausbildung und -verwendung bei *Macrochelys* und das ebenso spezialisierte Schiessen von *Toxotes* sind u.a. auch deswegen von besonderem biologischem Interesse, weil sowohl die Schildkröte als auch der Fisch völlig unabhängig von ihren hochdifferenzierten Spezialeinrichtungen wie ganz gewöhnilche Wasserschildkröten bzw. Fische Beute aufzunehmen vermögen. Man kann sich daher schwerlich vorstellen, dass diese sonderbaren Organe, d.h. der Köder im Maul einer Schildkröte und der Schiessmechanismus des Schützenfisches plus das dazugehörige Verhalten (die Gebrauchsanweisung sozusagen) einem starken Selektionsdruck ausgesetzt gewesen wären.

2. *Der Rivalenkampf unter männlichen Bindenwaranen (Varanus salvator).*

Während über die Männchen-Kämpfe verschiedener Schlangen, die so lange als Paarungsspiele missverstanden worden sind (Hediger, 1961, S. 358) bereits eine ziemlich umfangreiche Literatur vorliegt (D. D. Davis 1936, Ch. E. Shaw 1948, 1951, E. Thomas 1959), sind die Echsen in dieser Beziehung noch verhältnismässig wenig bearbeitet. Am ausführlichsten ist das Kampfverhalten von männlichen Meerechsen *(Amblyrhynchus cristatus)* durch I. Eibl-Eibesfeldt (1955) beschrieben worden. Ihr Kommentkampf besteht darin, dass die Männchen, die mit kegelförmigen Hornschildern bedeckten Schädeldächer gegeneinander stemmen und den Gegner so vom Platz zu schieben versuchen.

Der Kommentkampf der Warane erfolgt nach ganz anderen Regeln: Die Rivalen erheben sich biped auf ihre Hinterextremitäten und umarmen sich, die Köpfe seitlich über die Schulter nebeneinander vorbeigeschoben. Sie errinnern dabei an menschliche Ringer und versuchen sich gegenseitig umzuwerfen (Abb. 4, 5). Die erste Foto von zwei derart kämpfenden Waranen *(Varanus giganteus)* hat meines Wissens E. R. Waite (1929) veröffentlicht, ohne jedoch dazu einen Kommentar zu geben.

R. Mertens erwähnt in seiner umfassenden Waran-Monographie (1942) nichts von diesen imposanten Kommentkämpfen, hin-

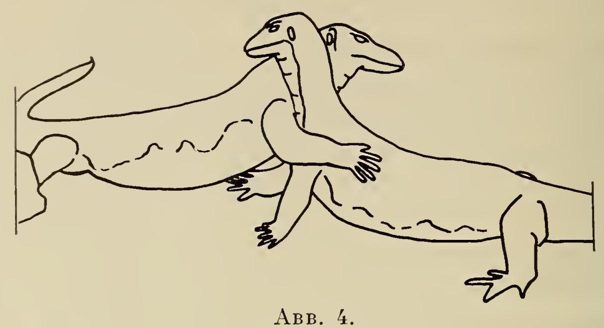


Abb. 4.
Vorbereitung zu bipeden Aufrichtung im Rivalenkampf von *Varanus salvator* (Nach Filmausschnitten gezeichnet).

gegen gibt er 1946 in seinen „Warn- und Droh-Reaktionen der Reptilien“ eine Foto von einem biped aufgerichteten *Varanus gouldii* und bespricht das Emporheben des Körpers besonders von solchen Reptilien, bei denen die Hinterbeine beträchtlich länger sind als die Vorderbeine, bei denen also eine bipede Aufrichtung bei rascher Fortbewegung fast zwangsmässig auftritt.



Abb. 5.
Die Phase der hochaufgerichteten Umarmung im Kommentkampf männlicher *Varanus salvator* (Nach Filmausschnitten gezeichnet von H. Heusser).

1958 veröffentlichte der indische Herpetologe R. Y. Deraniyagala eine mit Fotos versehene Schilderung eines Kommentkampfes von *Varanus bengalensis*, der im Ruhunu Reservat von ihm beobachtet wurde. Die beiden Kampfpartner waren mit einem Meter Länge jungerwachsen und schienen bereits seit einiger Zeit mit dem Rivalenkampf beschäftigt.

Vielleicht hängt es damit zusammen, dass *Deraniyagala* die eigenartigen, ruckweisen, seitlichen Kopfbewegungen nicht er-

wähnt, die wir bei unseren *Varanus salvator* von ca. 1,5 m Länge als Einleitung zum Rivalenkampf regelmässig beobachten konnten.

Varanus salvator hat — wie die meisten Warane — dreierlei Waffen: 1. das Gebiss, von dessen Wirksamkeit ich mich in einem unfreiwilligen Selbstversuch zur Genüge überzeugen konnte; 2. der Schwanz, der peitschenartige Hiebe auszuteilen vermag; und 3. die Krallen. Beim bipeden Ringen mit artgleichen Rivalen, welches von H. Heusser und R. Honegger im Migros-Terrarium des Zürcher Zoos erstmals im Film festgehalten werden konnte, wurde keine dieser drei Waffen eingesetzt.

Bevor es zum eigentlichen Ritual-Kampf unter den beiden Waran-Männchen kam, war gelegentlich eine Beisserei — durch die Fütterung bedingt — zu beobachten, wobei es zu blutigen Verletzungen kommen konnte. Auch Schwanzschläge wurden mitunter festgestellt (und auch im Film festgehalten). Was uns aber für die Einleitung des typischen Kommentkampfes vom *Varanus salvator* als wesentlich erscheint, ist ein eigenartiges, ruckartiges Seitwärtsbewegen des Kopfes, wie es auch im Film festgehalten wurde.

Nach dem verhältnismässig bescheidenen Material, das bis heute vorliegt, scheint es auch unter den Echsen Kampf-Typen zu geben, die innerhalb bestimmter systematischer Einheiten durchgehend Geltung haben, also von taxonomischer Bedeutung sind.

Der bis jetzt für *Varanus giganteus*, *V. gouldii*, *V. bengalensis* bildlich belegte und besonders der von *Varanus salvator* im Film festgehaltene Kommentkampf veranschaulicht in drastischer Weise die auch in ganz anderen Tiergruppen zu beobachtende Regel, dass im Rivalenkampf nicht die wirksamste, sondern die einem artspezifischen Zeremoniell entsprechende Waffe eingesetzt wird. Die wirklich gefährlichen Waffen bleiben der Auseinandersetzung mit artfremden Feinden vorbehalten.

So werden in der Regel z.B. die Bienendrohnen nicht mit dem Stachel, sondern mit den Mandibeln der Arbeiterinnen behandelt; kämpfende Klapperschlangen-Männchen beissen sich nicht, sondern kämpfen im Prinzip ähnlich wie Warane. Stinktiere benützen im Rivalenkampf nicht ihre gefährliche chemische Waffe. Giraffenbullen kämpfen nicht mit den furchtbaren Hufen, sondern mit den haargepolsterten Hörnern, usw.

Im Rivalenkampf geht es, wie K. Lorenz (1953) betont hat, nicht um die Tötung, sondern lediglich um die Unterwerfung des Gegners.

LITERATUR

Böker, H. 1937. *Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere*, Bd. 2, Jena.

Carr, A. 1952. *Handbook of Turtles*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.

Davis, D. D. 1936. *Courtship and mating behaviour in Snakes*. Zool. Ser. Field thus. Nat. Hist., Vol. 20, No. 22.

Deraniyagala, R. Y. 1958. *Pseudo-combat of the Monitor lizard Varanus bengalensis (Daudin)*. Spolia Zeylanica, Vol. 28, Part II.

Ditmars, R. L. 1933. *The Reptile Book*. New York.

Eibl-Eibesfeldt, I. 1955. *Der Kommentkampf der Meerechse (Amblyrhynchus cristatus Bell.) nebst einigen Notizen zur Biologie dieser Art*. Zs. Tierpsychol. 12: 49-62.

Gadow, H. 1909. *Amphibia and Reptiles. (Cambridge Natural History)*. London.

Hediger, H. 1941. *Biologische Gesetzmässigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren*. Mitt. Naturf. Ges. Bern.

— 1961. *Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus*. Basel.

— und H. Heusser. 1961. *Zum „Schiessen" des Schützenfisches, Toxotes jaculatrix*. Natur u. Volk 91, H. 7, S. 237-243.

Heinroth, O. 1932. *Zungenangeln bei Schildkröten*. Bl. Aquar. Terrkde. 43, Nr. 8, S. 131.

Lorenz, K. 1953. *Verständigung unter Tieren*. Zürich.

Mertens, R. 1942. *Die Familie der Warane (Varanidae)*. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Nr. 462. Frankfurt a.M.

Pope, C. R. 1939. *Turtles of the United States and Canada*. New York und London.

— 1955. *The Reptile World*. New York.

Shaw, Ch. E. 1948. *The Male Combat „Dance" of Some Crotalid Snakes*. Herpetologica 4: 137-145.

— 1951. *Male Combat in American Colubrid Snakes with Remarks on Combat in Other Colubrid and Elapid Snakes*. Herpetologica 7: 149-168.

Thomas, E. 1959. *Kommentkämpfe bei Vipern*. Verh. Deut. Zool. Ges., S. 112-116.

Waite, E. R. 1929. *The Reptiles and Amphibians of South Australia*. Adelaide.

Anmerkung bei der Korrektur:

Bei der in der Literatur mehrfach erwähnten Arbeit von Allen und Neill handelt es sich, wie nachträglich in Erfahrung gebracht werden konnte, um:

Allen, E. Ross and Wilfred T. Neill. 1950. *The Alligator Snapping Turtle, Macrochelys temmincki in Florida*. Ross Allen's Reptile Institute. Special Publication No. 4, Silver Springs, Florida.